

ДИСКУССИИ

УДК 576.895.122.1

© 1995

О НЕЗАВИСИМЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ ПРИЗНАКОВ У ДАКТИЛОГИРУСОВ (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDAE)

П. И. Герасев

Для ряда близкородственных групп видов рода *Dactylogyrus* показаны независимые изменения или копулятивного органа, или признаков прикрепительного диска. Анализируются возможные причины подобного видообразования. Обсуждается систематическое значение этих признаков.

Среди моногеней наиболее обширным и громоздким является полиморфный, очевидно, полифилетичный род *Dactylogyrus* Diesing, 1850, насчитывающий сейчас более чем 600 видов (Гусев, 1985). Ранее (Герасев, 1986, 1988, 1990а) для его разделения на монофилетичные группы было предложено использовать три группы признаков, связанных с половой системой (Герасев, 1989б), с прикреплением (Герасев, 1981, 1989а, 1989б, 1990б, 1991б) и приуроченностью (специфичностью) червей к определенным группам хозяев (Gerasev, 1991а). Основным принципом группировки дактилогирусов (Герасев, 1990а) было признано их объединение на основе отдельных типов признака „копулятивный орган”, которые могут быть дополнены морфотипами дополнительной пластинки, срединных крючьев и паразитированием дактилогирусов на определенных систематических группах хозяев.

Однако при группировке всех известных автору дактилогирусов мировой фауны было выявлено, что в некоторых случаях у этих моногеней могут независимо изменяться или признаки половой системы, или признаки, связанные с прикреплением к хозяину, что подтверждает наблюдение Гусева (1985, с. 25). Он пишет, что дивергенция у дактилогирид „идет по-разному: либо по линии расхождения в строении половых структур, либо в первую очередь по пути дифференцировки прикрепительных образований”. Анализу изменений этих двух групп признаков, в частности у дактилогирусов и вообще у моногеней, и посвящена эта публикация.

ПРИЗНАКИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Одной из морфологических групп дактилогирусов, монофилия которой не вызывает сомнений (Гусев, 1976, 1978; Рарегпа, 1979; Guégan, Lambert, 1990), является варикориниевая группа с типовым видом *Dactylogyrus varicorhini* Burchowsky, 1957. Сейчас она насчитывает, по нашим данным, 18 видов, описанных из Палеарктики, Африки, Индии, Передней и Юго-Восточной Азии. Все они обладают оригинальными (варикориниевыми, по: Гусев, 1967) срединными крючьями,

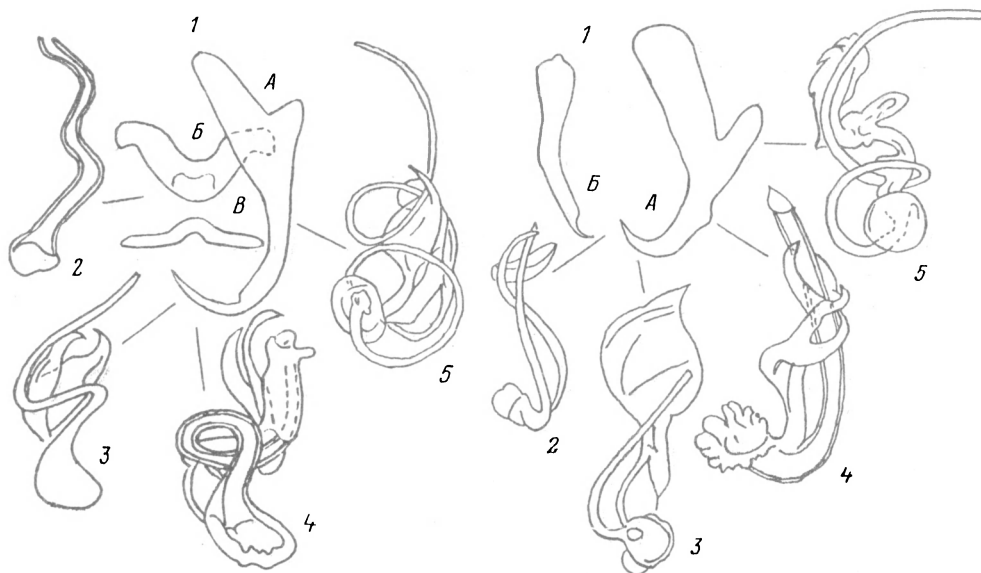


Рис. 1. Вариации строения копулятивного органа у варикориниевой группы дактилогирусов. 1 — *Dactylogyrus lenkorani*: А — срединный крючок, Б — соединительная, В — вентральная пластинки; копулятивный орган: 2 — *D. archaeopenis*, 3 — *D. kendalanicus*, 4 — *D. lenkorani*, 5 — *D. varicorhini* (2 — из Guégan, Lambert, 1990, остальные из: Гусев, 1985).

Fig. 1. Variations of the copulatory organ structure of *Dactylogyrus varicorhini*-group species.

Рис. 2. Вариации строения копулятивного органа у сфирноидной группы дактилогирусов.

1 — *Dactylogyrus sphyrna*: А — срединный, Б — гипертрофированный краевой крючки; копулятивный орган: 2 — *D. polylepidis*, 3 — *D. alatus*, 4 — *D. similis*, 5 — *D. sphyrna* (все из: Гусев, 1985).

Fig. 2. Variations of the copulatory organ structure of *Dactylogyrus sphyrna*-group species.

соединительной и дополнительной (вентральной) пластинками, сочетающимися именно в данной уникальной комбинации (рис. 1). К этой группе мы относим: *D. varicorhini* Bychowsky, 1957, *D. lenkorani* Mikailov, 1967, *D. gabonensis* Price et Gery, 1968, *D. spinicirrus* Paperna et Thurston, 1968, *D. rufijii* Paperna, 1973, *D. kendalanicus* Mikailov, 1974, *D. varicorhinoides* Gussev, 1976, *D. bocageii* Alvarez-Pellitero e. a., 1981, *D. narzikulovi* Gussev et Dzhililov, 1984, *D. fasciculi* Lim et Furtado, 1986 (?), *D. puntii* Lim et Furtado, 1986 (?), *D. petitjeanii* Guégan et Lambert, 1990, *D. sacratii* Guégan et Lambert, 1990, *D. wurtzii* Guégan et Lambert, 1990, *D. archaeopenis* Guégan et Lambert, 1990, *D. sahelensis* Guégan et Lambert, 1990, *D. parawaldroni* Guégan et Lambert, 1990, *D. carassobarbi* Gussev e. a., 1993. Паразиты *Varicorhinus*, *Barbus*, *Puntius*, *Carassobarbus* из Barbinae.¹

¹ Гусев (1976, 1978) указывает на наличие представителей этой группы в Северном Вьетнаме, однако осталось неясным, какие именно виды из этого региона отнесены им к этой группе. Геган и Ламбер (Guégan, Lambert, 1990) выделяют из варикориниевых червей *D. archaeopenis* в отдельную монотипичную группу, с чем трудно согласиться, так как все хитиноидные структуры диска этого вида, хозяева и места находок абсолютно идентичны таковым у других видов этой группы. Лим и Фуртадо (Lim, Furtado, 1986) у двух видов (*D. fasciculi* и *D. puntii*), обладающих рядом варикориниевых признаков, не описали в первом случае варикориниевую вырезку срединных крючков, а во втором — типичную варикориниевую дополнительную пластинку. В то же время у *D. pentabrachiatus* с $\frac{1}{4}$ -образной вентральной пластинкой они описали варикориниевые срединные крючки. По нашей просьбе д-р Эргенс (R. Ergens) проверил по типовому

У представителей этой группы копулятивный орган, в отличие от стабильных по строению структур диска, меняется (рис. 1) от простой несколько изогнутой трубки (*D. archaeopenis*) без поддерживающей части до спирально закрученной трубки с поддерживающим аппаратом сложной формы (*D. lenkorani*, *D. varicorhini*).

Вторым примером видовой вариабельности морфологии копулятивного органа при относительно стабильной морфологии хитиноидных частей диска служит сфирноидная группа дактилогирусов. В нее мы включаем 5 видов: *D. sphyrna* Linstow, 1878, *D. alatus* Linstow, 1878, *D. similis* Wegener, 1910, *D. vistulae* Prost, 1957, *D. sphyrnoides* Gussev, 1976, *D. polylepidis* Alvarez-Pellitero e. a., 1981. Паразиты широкого круга палеарктических Leuciscinae (*Leuciscus*, *Rutilus*, *Blicca*, *Abramis*, *Vimba*, *Chondrostoma*, *Alburnus* и др.), а также *Rhodeus sericeus amarus*; в Израиле на *Acanthobrama terraesanctae*, в Индии на *Barbus sarana*.

Большинство этих видов закрепляются на респираторных складках рыб сфирноидным защемлением,² при котором одна пара гипертрофированно развитых краевых крючьев вонзается навстречу остриям срединных крючьев особой сфирноидной (по: Гусев, 1967) формы (рис. 2).

В дополнение к этим двум группам можно привести пример изменения признака „тип копулятивного органа” у псеуданхоратусной (по: Рарегпа, 1979) группы дактилогирусов, насчитывающей только в Африке 32 вида. У них трубка копулятивного органа изменяется от прямой до спиральной формы при относительно номоморфных структурах диска (Guégan e. a., 1988).

Признак „тип вагинального вооружения” так же, как и признак „тип копулятивного органа”, не зависящий от среды обитания, вследствие андрогинных адаптаций (по: Лебедев, 1986, с. 37) меняется вслед за изменениями строения копулятивного органа.

ПРИЗНАКИ ПРИКРЕПИТЕЛЬНОГО ДИСКА

Группировка дактилогирусов мировой фауны в группы близкородственных видов также выявила и примеры изменений только органов прикрепления при неизменном типе копулятивного органа.

Группа индийских дактилогирусов (рис. 3), характеризующаяся наличием прямого (по: Герасев, 1989б) типа копулятивного органа, включает 10 видов: *D. catlarius* (Thapar, 1948), *D. tetradiratus* (Kulkarni, 1970) sp. inq., *D. magnicordus* Gussev, 1976, *D. brevicardus* Gussev, 1976, *D. lohanii* Gussev, 1976, *D. chitravanshii* Gussev, 1976, *D. vicinus* Gussev, 1976, *D. crucitrabus* Gussev, 1976, *D. mrigli* Gussev, 1976, *D. lapei* Musselius et Gussev in Gussev, 1976. Паразиты *Labeo*, *Barbus*, *Cirrhhina*, *Clupea* (?) (по поводу последнего хозяина, см.: Гусев, 1978, с. 147–148). У этих видов

материалу, хранящемуся в Институте паразитологии (Чехия), расположение в диске у последнего вида вентральной пластинки, которое оказалось обратным описанному: т-образная пластинка, характерная для палеарктических и индийских дактилогирусов с Varbinae. Это заставляет с осторожностью отнестись к описаниям данных авторов, но все-таки поместить оба вида (*D. fasciculi* и *D. puntii*) в варикориниевую группу, хотя и с известным сомнением.

² Мы включаем в эту группу *D. alatus*, у которого, однако, в прикрепительном диске имеется небольшая дополнительная пластинка, и который закрепляется (Герасев, 1981) распорным закориванием (по: Герасев, 1986). Но сфирноидный тип срединных крючьев этого вида, его копулятивный орган с характерным (сфирноидным) шарообразным началом трубки, круг хозяев одинаковый с другими видами рассматриваемой группы, относительно крупные размеры и редкая встречаемость, типичные для сфирноидных червей, позволяют поместить его в данную группу. Гусев (1976, р. 65) склоняется к признанию конвергентного происхождения *D. sphyrna* и *D. sphyrnoides*. Но, по нашему мнению (Герасев, 1989б, с. 184), эти два вида близки и относятся к одной группе. Наряду с последней в Евразии выделяются (Герасев, 1989б) еще 3 группы дактилогирусов со сфирноидной посадкой и сфирноидным типом срединных крючьев.

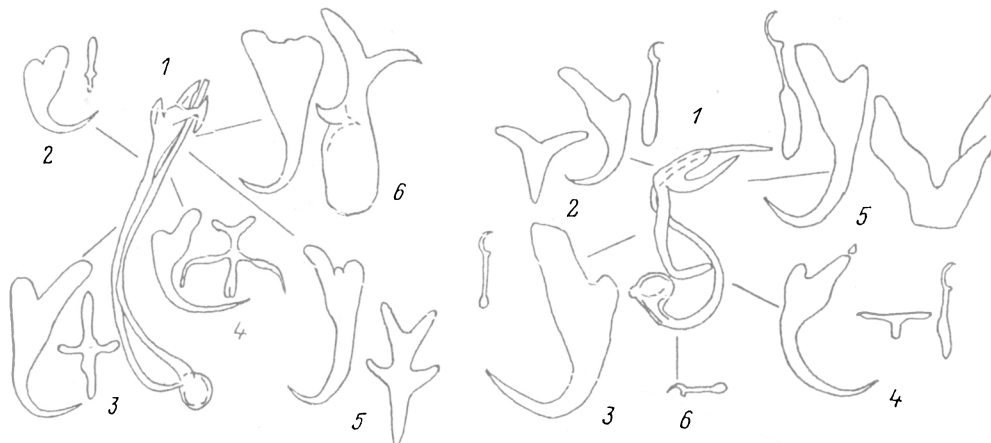


Рис. 3. Вариации строения элементов прикрепительного диска у группы индийских дактилогирусов с „прямым” типом копулятивного органа.

1 — копулятивный орган *Dactylogyrus vicinus*; срединный крючок и вентральная пластинка: 2 — *D. catlarius*, 3 — *D. brevicardus*, 4 — *D. lohonii*, 5 — *D. mrigli*, 6 — *D. vicinus* (все из: Gussev, 1976).

Fig. 3. Variations of the haptor elements structure of *Dactylogyrus catlarius*-group species.

Рис. 4. Вариации строения элементов прикрепительного диска у группы дактилогирусов с „бикорнусным” типом копулятивного органа.

1 — копулятивный орган *Dactylogyrus triaxonis*; срединный, краевой крючья и дополнительная пластинка: 2 — *D. triaxonis*, 3 — *D. papillus*, 4 — *D. tihsiukangi*, 5 — *D. bicornis*, 6 — *Pseudacolpenteron ignotus* (все из: Гусев, 1985).

Fig. 4. Variations of the haptor elements structure of *Dactylogyrus bicornis*-group species.

при однотипности строения копулятивного органа в широких пределах изменяется морфология срединных крючьев и дополнительной вентральной пластинки.

Следующим примером подобных изменений может служить группа дактилогирусов, паразитирующая в основном на горчаках. Все они могут быть объединены по наличию у них бикорнусного (по: Герасев, 1989б) типа копулятивного органа (рис. 4) в одну группу, которая включает 6 видов: *D. bicornis* Malewitszkaja, 1941, *D. lophogonus* Tchang et Ji, 1980, *D. triaxonis* Achmerow, 1954, *D. liahoensis* Gussev, 1962, *D. tihsiukangi* Gussev, 1962, *D. papillus* Jukhimenko, 1981. По строению копулятивного органа и паразитированию на горчаках *Pseudacolpenteron ignotus* (Gussev, 1955) является родственным бикорнусной группе дактилогирусов. Паразиты горчаков и *Xenocypris macrolepis*. Размах изменений строения и даже наличия отдельных элементов прикрепительного диска у представителей этой группы настолько широк, что у *Dactylogyrus papillus* из яйцеклада амурского горчака исчезает дополнительная пластинка. У *D. tihsiukangi* с жабр обыкновенного желтопера у внутреннего отростка срединных крючьев формируется (по: Гусев, 1967) „дополнительный кусок”, что является для дактилогирусов редкой чертой. А у *Pseudacolpenteron ignotus* с жабр колючего горчака в диске остаются только краевые крючья, что вынудило выделить этот вид из дактилогирусов, сформировав политипичный, по нашему мнению, род *Pseudacolpenteron* Bychowsky et Gussev, 1955.

Дополнительный пример подобного видообразования показывает афробарбинная (по: Рареппа, 1979) группа дактилогирусов (29 видов), у представителей которой при неизменном типе копулятивного органа значительно варьирует морфология срединных крючьев и соединительной пластинки.

Любопытный пример редукции дополнительной пластинки с последующей ее утратой (при едином типе копулятивного органа и постоянном наличии срединных крючьев сходной формы) показывает группа дактилогирусов из 4 видов: *D. pavlovskyi* Bychowsky, 1949, *D. simplicimalleata* Bychowsky, 1931, *D. auriculatus* (Nordmann, 1832), *D. ivanovich* Ergens, 1970 (Герасев, 1990а, с. 22–23).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее (Герасев, 1989б, 1990а) было приведено несколько примеров разнотемповых изменений хитиноидных структур мужской половой системы и прикрепительного диска дактилогирусов. В этой публикации показаны независимые преобразования или конечных отделов мужской половой системы, или органов прикрепления. Гусев (1985, с. 24–25) приводит несколько примеров независимых изменений копулятивного органа и структур диска в монофилетичных группах дактилогирусов с разных хозяев из различных регионов. Он считает, что „это обычный путь географической или экологической (хозяйинной) дивергенции“. Но остается неясным ответ на эту „трудную загадку“ – каков механизм независимых преобразований признаков, адаптированных к хозяину или к размножению?

Это явление, с нашей точки зрения, наиболее адекватно описывается при использовании теории г–К-стратегий отбора, операционные возможности которой в паразитологии были показаны Лебедевым (1984). Согласно теории г-отбор направлен на сравнительное увеличение числа потомков, а К-отбор, связанный с более эффективным использованием ресурсов среды, приводит к относительно небольшой численности популяции, представители которой более специализированы к условиям обитания. Очевидно, что перенесение смыслового аппарата, разработанного для эколого-популяционного анализа, на морфологические признаки, выглядит определенной натяжкой. Но, отталкиваясь от прецедентов (Лебедев, 1984, 1986, с. 171; Шульман и др., 1991, с. 53, и др.) использования морфологии как таковой наряду со специфичностью, продуктивностью, популяционной плотностью и т. п., мы предлагаем рассматривать изменения органов прикрепления как следствие К-стратегии отбора, а изменения половой системы – г-стратегии.³

В то же время эти две группы признаков могут быть определены как адаптированные к среде обитания (структуры прикрепления) или они являются (копулятивный орган, вагинальное вооружение) внутривидовыми адаптациями (конгруэнтными, по: Яблоков, Юсуфов, 1989).

³ Не может вызывать возражений анализ изменений адаптаций паразита к хозяину в контексте К-отбора. И именно моногении буквально поражают наше воображение разнообразием органов прикрепления. Что же касается изменений репродуктивных систем, как проявления г-стратегии (Шульман и др., 1991), то преобразования копулятивного органа требуют некоторых комментариев. В данных примерах усложнение его поддерживающего аппарата и удлинение трубки, по нашему мнению, могут увеличивать репродуктивный потенциал популяции. Во-первых, червь с длинной трубкой копулятивного органа может копулировать с большим количеством расположенных рядом с ним особей, так как показано (Жарикова, Изюмова, 1988; Доровских, 1991, и др.), что в период размножения дактилогирусы агрегируются в группы. Во-вторых, по мнению О. Н. Пугачева (персон. сообщ.), в южных широтах северного полушария у пресноводных моногений должно быть большее число генераций в течение года, и копулятивные органы с длинной трубкой, возможно, встречаются у них там чаще, чем на севере. И действительно, по литературным данным, от севера к югу число генераций у моногений увеличивается от 1 до 3 (Chubb, 1977; Gerasev, Starovoitov, 1991); в экваториальной области их число может быть и больше. А по мнению Гусева (1978, с. 157–158, 160), в индийской и африканской фаунах „весьма распространен“ копулятивный орган спирального типа, довольно часто встречающийся и в китайской фауне, но практически отсутствующий в Голарктике.

Познавательное значение подразделения признаков на две указанные группы с использованием г-К-стратегий отбора, где именно реализация альтернативных полюсов континуума приводит к независимой изменчивости, заключается в следующем.

Ранее было предложено (Герасев, 1990а) использовать признак „тип копулятивного органа”, не адаптированный к среде обитания, в качестве основного для объединения дактилогирусов в монофилетичные группы. Но, как показано в этой публикации, его использование неабсолютно, так как ряд групп видов при наличии у них неизменного прикрепительного аппарата показывает значительное разнообразие в строении конечных отделов мужской половой системы.

В группу признаков (систем органов), адаптированных к хозяину, наряду с органами прикрепления взрослых червей нужно включить подобные образования у личинок, ресничные клетки, хетатаксию онкомирацидиев (Lambert, 1980a, 1980b) (ответственные за локомоцию и в итоге за поиск хозяина) и специфичность моногеней как характеристику приуроченности популяции к конкретной среде обитания.

Специфичность мы подразделяем на филогенетический, экологический и зоогеографический аспекты (Gerasev, 1991a). Параллельная эволюция паразитов и их хозяев (филогенетический аспект специфичности), как было замечено Гусевым (1985, с. 24–25) и показано нами (см. выше), в некоторых случаях приводит к видообразованию или за счет изменений структур прикрепления, или копулятивного органа. И поэтому анализ сопряженной эволюции не дает ответа на вопрос, почему происходят независимые изменения рассматриваемых здесь групп признаков.

Экологический (Llewellyn, 1982) аспект специфичности выявляется при переходе червей на систематически отдаленных, но экологически сходных хозяев, и он получил наименование „вторичной филогенетической специфичности” (Быховский, 1957, с. 307), гостального переключения (Mitter, Brooks, 1983), захвата (Chaubaud, 1965) и тому подобных (Guégan, Agnès, 1991) обозначений.

Рассмотрим несколько примеров подобного перехода среди дактилогирид в контексте его возможного влияния на независимые изменения структур диска или морфологии копулятивного органа. При переходе анхоратусных дактилогирусов (типовой вид *D. anchoratus* (Dujardin, 1845)), паразитирующих на *Cyprinus* и *Carassius*, на лжеосманов (*Schizopygopsis*) и османов (*Diptychus*) (типовой вид группы *D. simplex* Burchowsky, 1936) у копулятивного органа формируется отросток, отходящий от базальной части трубки к ее концу, при неизменных структурах диска. Переход дактилогирусов с пятилучевой дополнительной пластинкой в Палеарктике с *Barbinae* на *Leuciscinae* (Гусев, 1985, с. 101, 105) также сопровождается изменениями морфологии только копулятивного органа (Герасев, 1990а). Переход *D. tihsiukangi* с горчаков на желтопера привел к усложнению строения срединных крючьев (рис. 4) и некоторому упрощению строения копулятивного органа. Группа дактилогирусов с пескарей, перешедших на них с *Cultrinae* и других рыб (Герасев, Ермоленко, 1993), демонстрирует упрощение формы дополнительной пластинки и копулятивного органа. Эти примеры показывают, что невозможно объяснить независимые изменения рассматриваемых двух групп признаков гостальной (экологической) изменчивостью.⁴

Под зоогеографическим аспектом специфичности (Gerasev, 1991a) подразумевается встречаемость на представителях одного рода рыб (например, *Barbus* из

⁴ Наиболее резко органы прикрепления меняются при переходе к не типичной для дактилогирусов локализации. При паразитировании *D. papillus* в яйцекладе амурского горчака (рис. 4) и *D. editus* Dzhalilov, 1976 (Гусев, 1985, рис. 106) в носовых ямках лжеосмана в обоих случаях, по сравнению с близкородственными видами, резко меняется морфология срединных крючьев, и у первого вида краевые крючья остаются на личиночной стадии развития.

Палеарктики, Африки и Индии) неродственных, морфологически различных групп дактилогирусов, попавших на этих рыб в разное время. В то же время имеются редкие примеры паразитирования одной группы червей на представителях одного рода хозяев в разных зоогеографических областях. При сравнении дактилогирид от палеарктических и индийских барбусов (Гусев, 1976, 1985) с Ψ -образной дополнительной пластинкой видно, что у первых видообразование шло за счет изменений морфологии копулятивного органа и дополнительной пластинки, а у вторых – при неизменном типе копулятивного органа всех хитиноидных структур диска (рис. 3). Но эти группы близкородственны в связи с наличием у них пятилучевой пластинки, и копулятивный орган червей индийской группы, весьма вероятно, является производным от такового у *D. akaraicus* Mikailov, 1974 из палеарктической группы (Герасев, 1989б). Другой пример – встречаемость на *Barbus* spp. исключительно мономорфной группы (типовой вид *D. ruahae* Paperna, 1973) с копулятивным органом типа „прямой с вилочкой” (по: Герасев, 1989б) в Африке (Guégan, Lambert, 1990) и Индии (Gussev, 1976), для которых могут быть отмечены только незначительные вариации в форме пластинок диска. Таким образом, выявить связь между географической изменчивостью и видообразованием за счет независимых изменений двух анализируемых групп признаков не удастся.

Итак, ни сопряженная эволюция дактилогирусов и их хозяев, ни переход червей на другую группу рыб, ни географическая изоляция не могут дать объяснения рассмотренному в этой публикации видообразованию дактилогирид. И поэтому единственным механизмом подобных „обычных” (по: Гусев, 1985) изменений нам видится разнополюсная реализация континуума г–К-стратегий отбора.

Остановимся на систематическом значении двух выявленных групп признаков. Единственный уникальный признак, отделяющий представителей сем. Dactylogyridae Burchowsky, 1933 от других таксонов одноименного отряда, – наличие в их прикрепительном диске пары булаваковидных структур (рудиментов краевых крючьев, по: Герасев, 1981; Malmberg, 1990). Разделение семейства по крайней мере на 3 большие группы: голарктическую, амуро-китайскую и индо-африканскую может быть проведено по признаку „тип копулятивного органа” (Герасев, 1989б).

По различиям в строении органов прикрепления (Хотеновский, 1985) выделил среди диплозоин 5 родов. Но по строению их половой системы (Герасев, 1994, 1995) эти роды можно объединить в две трибы. Основным признаком подотряда Gastrocotylea Лебедев (1986) считает наличие у его представителей дополнительного склерита клапана. В то же время он разделяет подотряд на 2 надсемейства по двум различным типам копулятивного органа (цирруса и пениса). Таким образом, признаки половой системы (внутривидовые адаптации) или признаки диска, адаптированные к среде обитания, иногда используются попеременно на разных таксономических уровнях. Возможно, что это не более чем относительно редкий алгоритм построения естественной иерархической системы. Ведь довольно часто для ряда таксонов характерно сочетание признаков, относимых к обеим выделяемым нами группам. Но в макросистематике моногеней до сих пор существует известное противоречие, связанное с положением группы Polystomatidae–Sphyanuridae, не разрешенное, по нашему мнению, даже обособлением этой группы в отдельный подкласс (Лебедев, 1986; Voeger, Kritsky, 1993). Быховский (1957) по наличию 16 краевых крючьев относил эту группу к низшим моногеней. А зарубежные исследователи (например, Malmberg, 1990), ставя во главу угла строение женской половой системы, по-прежнему помещают ее среди высших моногеней, т. е. приоритетное использование признаков той или иной группы приводит к построению несовместимых, альтернативных систем класса.

Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Герасев П. И. Мышечные системы прикрепительных дисков и механизм прикрепления некоторых дактилогирисов (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитол. сб. 1981. Т. 30. С. 190–205.
- Герасев П. И. К ревизии рода *Dactylogyrus* Diesing, 1850. Матер. 10-й конф. Укр. о-ва паразитол. 1986. Т. 1. С. 138.
- (Герасев П. И.) Gerasev P. I. Characters used for revision of dactylogyrids // Inter. Symp. on Monogenea. Ceske-Bud., 1988. P. 13.
- Герасев П. И. Основные мышцы срединных крючьев амуро-китайских дактилогирисов (Monogenea) // Паразитологические исследования. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989а. С. 39–45.
- Герасев П. И. Типы копулятивного органа и срединных крючьев у дактилогирисов (Monogenea), их филогенез и систематическое значение // Паразитол. сб. 1989б. Т. 35. С. 174–193.
- Герасев П. И. Принципы ревизии рода *Dactylogyrus* (Monogenea) // Зоол. журн. 1990а. Т. 69, вып. 7. С. 17–24.
- Герасев П. И. Систематическое значение способа и места прикрепления дактилогирид (Monogenea) // Паразитология. 1990б. Т. 24, вып. 5. С. 361–368.
- (Герасев П. И.) Gerasev P. I. Different aspects of the host specificity of monogeneans // III Intern. Symp. „Problems of fish parasitology”. Petrozavodsk, 1991а. P. 23–24.
- Герасев П. И. Типы дополнительной пластинки дактилогирисов (Monogenea), ее функциональное и систематическое значение // Паразитология. 1991б. Т. 25, вып. 3. С. 219–227.
- Герасев П. И. Строение половой системы диплозид (Monogenea) // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 6. С. 475–487.
- Герасев П. И. Анализ морфогенеза, строения половой системы и феномена сращения диплозид (Monogenea) // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 1. С. 3–9.
- Герасев П. И., Ермоленко А. В. Фауна дактилогирисов (Monogenea) с пескарей (Gobiopinae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 6. С. 405–414.
- (Герасев П. И., Старовойтов В. К.) Gerasev P. I., Starovoitov V. K. The number of generations in freshwater monogeneans per year // J. Fish. Biol. 1991. Vol. 38. P. 159–163.
- Гусев А. В. О морфологических критериях и признаках в современной систематике пресноводных Monogonoidea // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 1. С. 56–66.
- (Гусев А. В.) Gussev A. V. Freshwater Indian Monogonoidea. Principles of systematics, analysis of the world faunas and their evolution // Ind. J. Helm. 1976. Vol. 25–26. P. 1–241.
- Гусев А. В. Monogonoidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. 1978. Т. 28. С. 98–198.
- Гусев А. В. Отряд Dactylogyridae // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука, 1985. Т. 2. С. 15–251.
- Доровских Г. Н. Зависимость величины групп червей рода *Dactylogyrus* (Monogenea: Dactylogyridae) от численности их микропопуляций // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 3. С. 234–243.
- Жарикова Т. И., Изюмова Н. А. Об эффекте скучивания у *Dactylogyrus chranilowi* (Monogenea), паразита синца *Abramis ballerus* // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 5. С. 436–439.
- Лебедев Б. И. Экологическая ниша и различные формы отбора у паразитических организмов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 217–225.
- Лебедев Б. И. Моногенеи подотряда Gastrocotylinae. Л.: Наука, 1986. 199 с.
- Хотеновский И. А. Подотряд Octomacrinea Khotenovsky. Л.: Наука, 1985. 263 с.
- Шульман С. С., Добровольский А. А., Куперман Б. И., Галактионов К. В., Нигматулин И. М. Эволюция жизненных циклов у паразитов позвоночных // Эволюция паразитов. Матер. 1-го Всесоюз. симпозиума. Тольятти, 1991. С. 50–63.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение (Дарвинизм). М.: Высш. шк., 1989. 336 с.
- Boeger W. A., Kritsky D. C. Phylogeny and a revised classification of the Monogonoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes) // System. Parasitol. 1993. Vol. 26. P. 1–32.
- Chaubaud A. G. Particularités physiologiques des Nématodes. Spécificité parasitaire // Traité de Zoologie. 1965. Vol. 4. P. 548–557.
- Chubb J. C. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part I. Monogenea // Adv. Parasitol. 1977. Vol. 15. P. 133–199.
- Guégan J.-F., Agnès J. F. Parasite evolutionary events inferred from host phylogeny: the case of Labeo species (Teleostei, Cyprinidae) and their dactylogyrid parasites (Monogenea, Dactylogyridae) // Can. J. Zool. 1991. Vol. 69, N 3. P. 595–603.
- Guégan J.-F., Lambert A. Twelve new species of dactylogyrids (Platyhelminthes, Monogenea)

- from West African barbels (Teleostei, Cyprinidae), with some biogeographical implications // System. Parasitol. 1990. Vol. 17. P. 153–181.
- Guégan J.-F., Lambert A., Euzet L. Etude des Monogènes des Cyprinidae du genre *Labeo* en Afrique de l'Ouest. 1. Genre *Dactylogyrus* Diesing, 1850 // Rev. Hydrobiol. trop. 1988. Vol. 21, N 2. P. 135–151.
- Lambert A. Oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea (Platyhelminthes). Première Partie: Développement post-larvaire // Ann. Parasit. Hum. Comp. 1980a. Vol. 55. P. 165–189.
- Lambert A. Oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea (Platyhelminthes). Deuxième partie: Structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogénèse des Monogeneans // Ann. Parasit. Hum. Comp. 1980b. Vol. 55. P. 281–328.
- Lim L. H. S., Furtado J. I. Sixteen new species of *Dactylogyrus* from the genus *Puntius* Hamilton (Cyprinidae) // Folia Parasitol. 1986. Vol. 33. P. 21–34.
- Llewellyn J. Host-specificity and corresponding evolution in monogenean flatworms and vertebrates // Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. 1982. Ser. A. Zool. Vol. 123. P. 289–293.
- Malmberg G. On the ontogeny of the haptor and the evolution of the Monogenea // System. Parasitol. 1990. Vol. 17. P. 1–65.
- Mitter C., Brooks D. R. Phylogenetic aspects of coevolution // Coevolution. / Ed. Futuyama D. J., Slatkin M. 1983. P. 65–98.
- Paperna I. Monogenea of inland water fish in Africa // Mus. Royal Afr. Centr. Tervuren Belgique annal. 1979. Ser. 8. Scien. Zool. Vol. 226. P. 1–131.

ЗИН РАН, С.-Петербург, 199034

Поступила 15.06.1995

ABOUT INDEPENDENT CHANGES OF THE CHARACTERS IN SPECIES OF THE GENUS DACTYLOGYRUS (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDAE)

P. I. Gerasev

Key words: Monogenea, *Dactylogyrus* spp., copulatory organ, haptor, independent changes.

SUMMARY

Morphological analysis of representatives of polyphyletic genus *Dactylogyrus* of the world fauna revealed, that some monophyletic groups of these worms display independent changes in a hard structure of haptor, or in a structure of copulatory organ. For example, in case of a identical haptor structure in such groups as *D. sphyrna* (5 sp.), *D. varicorhini* (18 sp.) and *D. pseudanchoratus* (32 sp.) the morphology of copulatory organ varies from a straight tube (sometimes without accessory piece) to spiral-shaped tube and complicated accessory piece. Contrary, *D. bicornis* (7 sp.), *D. catlarius* (10 sp.) and *D. afrobarbae* (29 sp.) being identical in copulatory organ morphology have a great variety in the hard parts of haptor up to loss of the anchors and bars. All these groups of species have a strict specificity for definite groups of fishes and show co-evolution of parasites and hosts and therefore the origin of species cannot be explained by a transmission worms to other fishes groups (host switching, colonization, etc.). More over, independent changes of these characters do not related with geographical variations. On my opinion, the only mechanism leading such origin of species is explained by the theory of r-K strategy of selection. An alternative realization of different poles of continuum of these strategies, probably, leads to morphological changes either copulatory organ (r), or haptor (K). Majority of others monophyletic groups of this genus, both hard parts of haptor and copulatory organ are changed simultaneously.